

大豆蚜在寄主与非寄主植物上的 口针刺吸行为*

韩 心 丽 严 福 顺

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要 用 EPG 记录法记录了大豆蚜 *Aphis glycines* Matsumura 在寄主和非寄主植物上的口针刺吸行为。结果表明,大豆蚜在寄主大豆植物的韧皮部取食时间长,而在非寄主棉花、黄瓜和丝瓜植物韧皮部取食时间甚短或根本未取食;非寄主植物内部对大豆蚜的侵害存在抗性,影响取食的因素和其所在部位因非寄主植物种类的不同而不同。

关键词 大豆蚜,刺吸口器,取食行为,寄主选择,EPG技术

大豆蚜 *Aphis glycines* Matsumura 是一种寡食性、异寄主的大豆大害虫。至今已查清楚的夏寄主有大豆 *Glycine max*、黑豆 *G. sp.* 和野生大豆 *G. soja* Sieb. et Zucc. 等少数大豆属植物;冬寄主则只发现鼠李 *Rhamnus davurica* 一种^[1]。和其它多数种类蚜虫一样,大豆蚜在寻找寄主的过程中,从在空中飞行到找到合适的寄主植物,包括三个步骤:降落到植物的表面,检测植物表面和外层组织,针刺和“评估”植物内部最终要取食的组织,而后“决定”留(若为寄主植物),或去(若为非寄主植物)。关于植食性昆虫寄主范围的限定和寄主寻找的行为,国际上公认为与植物体包含的代谢次生物质有着最密切的关系。杜永均等已用昆虫触角电位法和嗅觉行为测定法证实了大豆蚜冬、夏寄主植物和某些非寄主植物的挥发性次生物质对大豆蚜在寄主寻找的过程中起定向作用^[2],本文则研究上述植物体表面和内部的非挥发性成分对大豆蚜最后判定寄主和非寄主植物的影响,也即:运用新近引进的国际上研究蚜虫取食行为的先进技术-昆虫口针刺吸行为电波信号记录法(Electrical Penetration Graph, 简称 EPG)^[3]研究大豆蚜在寄主植物大豆和非寄主植物棉花 *Gossypium hirsutum*、黄瓜 *Cucumis sativa* 和丝瓜 *Luffa cylindrica* 植株上口针刺吸试探行为的差别,进而判断影响蚜虫取食行为的各种因素及其所在部位,为深入研究大豆蚜的寄主选择行为机理,为寻找新的防治措施提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试虫大豆蚜于 4 月底从京郊清河镇附近的鼠李上采得,在人工栽培的大豆植株上饲养繁殖。

1.2 实验用大豆矮脚早品种从浙江省上虞县购入,非寄主植物棉花、黄瓜和丝瓜的种子

* 国家自然科学基金、部分院重点项目基金资助。

本文于 1994 年 4 月收到。

均从北京市场购入。所有植物均在微型花杯内种植,长到 3—5 叶时供实验用。

1.3 昆虫口针刺吸行为电波信号称记录仪的放大器系荷兰华赫宁根农业大学昆虫学系研制的 Giga-2 直流放大器,用 12V 微型稳压整流器供电。电极为直径 0.02mm 的黄金丝。记录设备系美国产 Gould 220 压力墨水记录仪。

1.4 实验方法:选取健壮无翅孤雌生殖成蚜,将直径 0.02mm,长 2—3 cm 黄金丝的一端用水溶导电银胶粘于蚜虫的背板上,金丝的另一端与 Giga-2 放大器相连接;将放大器的地线深埋于实验植株小花杯的土层内。放大器输出导线与记录仪相联后,将大豆蚜放置在植物叶背面。实验在屏蔽笼内进行,以每分钟 2.5cm 纸速连续记录 2h 以上。根据记录的波形分析结果,获得结论。关于各种波形的区分(图 2),参照 Tjallingii^[3-6]将在本文的讨论中加以阐明。

2 结果

2.1 在寄主和非寄主植物上大豆蚜口针刺探前所需时间比较

大豆蚜在寄主和非寄主植物叶表面上口针刺探前停留时间列于表 1。结果显示,大豆蚜在大豆植株叶表面其口针在开始刺探前所需时间与在丝瓜植物表面所需时间相比较为接近,*t* 检验表明差异性不显著;而与在棉花及黄瓜叶表面所需时间相比,大豆蚜在棉花和黄瓜叶表面停留较长时间后其口针才开始针刺活动,检验表明差异均显著。

$(t = -1.757, P < 0.05; t = -1.887, P < 0.05)。$

表 1 大豆蚜在寄主和非寄主植物叶表面上口针刺探前所需时间比较

植物种类和重复次数(n)	大豆(n = 9)	棉花(n = 9)	黄瓜(n = 9)	丝瓜(n = 10)
针刺前时间(min)(±)标准误	2.01±0.63	4.16±1.01	4.28±1.44	2.08±0.62

2.2 在寄主和非寄主植物上大豆蚜口针针刺次数和针刺频率比较

经分别统计大豆蚜在寄主和某些非寄主植物上在 2h 以上测试时间内口针针刺次数和针刺频率(总针刺次数/C 波时程),结果显示在寄主和非寄主植物上大豆蚜口针的针刺次数和针刺频率差异均不大,*t* 检验表明差异性不显著(表 2)。

表 2 大豆蚜在寄主和非寄主植物叶表面上口针针刺次数和针刺频率比较

植物种类和重复次数(n)	大豆(n = 8)	棉花(n = 9)	黄瓜(n = 9)	丝瓜(n = 10)
针刺次数(±)标准误	43.25±11.12	37.11±6.18	50.78±11.19	40.80±11.28
针刺频率(±)标准误	0.84±0.10	0.73±0.06	1.10±0.16	0.68±0.10

2.3 不同波形的时程记录

在寄主和非寄主植物上,分别统计了 C(A + B + C)、E(pd)、F 和 G 波以及无针刺活动(non-penetration,简称 NP)的时程,结果如图 1。

反映蚜虫取食活动的 E(pd) 波时程在寄主和非寄主植物上差异较大。在大豆叶上 E(pd) 波时程同棉花、黄瓜和丝瓜叶上 E(pd) 波时程相比,均呈显著差异。 $(t = 2.159, P < 0.05; t = 2.318, P < 0.05; t = 2.959, P < 0.01)。$ 而 C、F 和 G 波时程在寄主和非

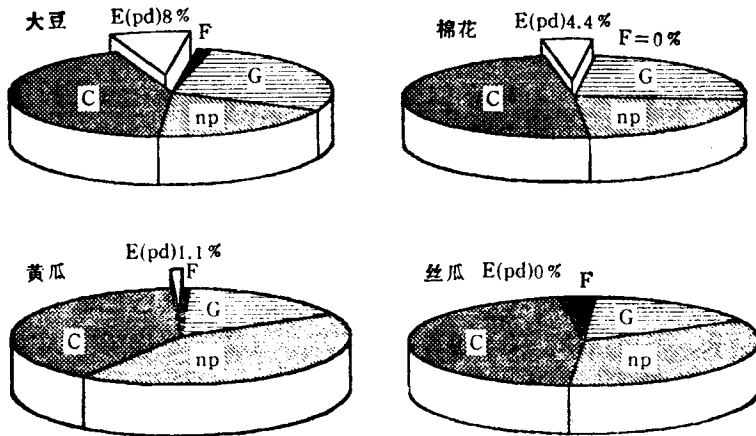


图1 大豆蚜取食行为 EPG 记录波形比例模式图

图上的字母表示在取食全过程中, C、E(pd)、F、G 和 NP5 种主要波形所占的时程比例。
四个模块分别表示在四种植物上。

寄主植物上虽各不相同, 但均无显著性差异。在黄瓜叶上 NP 时程较长, 占总时程的 42.2%, 这与大豆叶上占总时程 19.6% 相比, 差异显著, t 检验表明具显著性差异 ($t = 2.529$, $P < 0.05$)。

3 讨论与结论

昆虫取食行为的研究, 最终有可能揭示昆虫食性的秘密, 从而为人为地干扰害虫对寄主的选择或为设计其它的害虫防治的新方法提供线索。关于蚜虫的取食行为的研究, 近十多年来, 对口针刺吸过程的电波信号记录 (EPG) 法受到了普遍的重视^[3-6]。借助于对寄主植物刺吸试探过程的电波记录、同位素标记、组织学观察和摄像观察的配合研究, 前人已证实了波形和口针行迹的相关性, 为现今的 EPG 应用研究奠定了基础。

从蚜虫着落到叶面, 到完成吮吸或试探的不同阶段, 可用电子仪器记录到 7 种不同的波形(图 2), 其含义如下^[7-9]。

A, B 波: 口针起动, 唾液分泌, 波形持续时间短, 位于 C 波之前。

C 波: 口针穿透植物真皮和叶肉。

pd 波: 口针在 C 波的基础上, 穿透细胞膜的瞬间波形。

E(pd) 波: 口针在韧皮部筛管内被动取食, 同时继续分泌唾液。

F 波: 口针在细胞间或细胞壁内的机械刺穿活动。

G 波: 口针在木质部主动取食流质。

将上述结论引入到本项研究中, 可以根据记录的波形来反推大豆蚜在寄主和非寄主植物上的口针刺吸情况, 借以判断影响蚜虫取食的因素及其所在部位。

3.1 大豆蚜在寄主大豆植株和非寄主丝瓜植株上, 其口针刺探前在叶面停留时间差异不大, 似可说明丝瓜表面物质在对大豆蚜的抵抗方面不起什么作用。而大豆蚜在棉花和黄瓜叶表面“犹豫”一番再进行活动, 可推测棉花及黄瓜的表面物质对大豆蚜是不合适的, 或

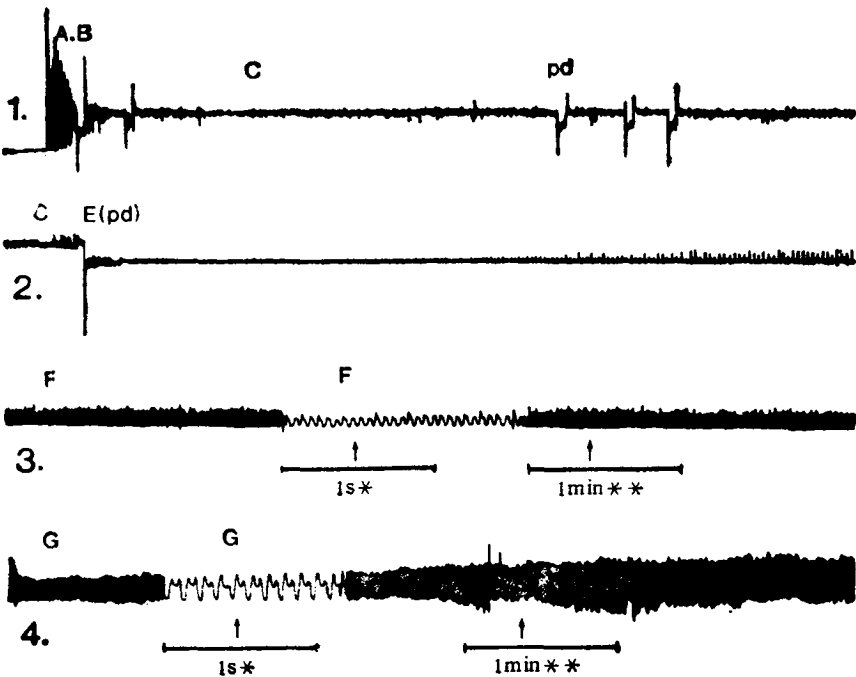


图2 EPG 不同波形示例图
1. A、B、C及 pd 波形； 2. C波之后的 E(pd) 波形； 3. F 波形； 4. G 波形；
图中*表示记录纸走速为 2.5mm/s 时波形； ** 为 2.5mm/min 时波形。

者说是有抗性的。笔者对大豆、棉花、黄瓜和丝瓜的植物表面物质进行了化学提取,气-质联仪分析结果也表明丝瓜叶表提取物无论其数目还是其种类同其它三种植物叶表物相比差异较大(未发表资料)。这一问题的探明还需进一步的试验和研究。

3.2 针刺频率反映口针在活动过程中进入细胞内的次数的多少。非寄主植物同寄主植物相比,除大豆蚜在丝瓜叶上针刺频率较少外(但未呈显著减少),对其余几种植物的刺探频率变化不大。这可能反映丝瓜叶的内部结构中存在抗性,如取食阻碍素的存在或细胞间距离较大,在一定程度上阻止了口针的顶端接近细胞膜。而棉花和黄瓜在这方面的抗性似不存在。

3.3 大豆蚜在大豆植株上的 A + B + C 波(统称 C 波)的时程同在三种非寄主植物上的 C 波相比无显著变化。四种植物上的 F 波时程虽有差异,但没呈现显著变化。而 C 波和 F 波均反映蚜虫口针在路径(pathways)中的活动情况,可以看出,棉花和黄瓜这两种非寄主植物其植物内部结构,如叶肉、细胞壁和细胞间隙等,对大豆蚜的抗性很小或不存在。而丝瓜植物 F 波时程较长,其植物内部结构对大豆蚜似存在抗性,这也正同3.2中的结果相吻合。黄瓜 NP 时程相对比其它三种植物 NP 时程要长,推测其原因,可能是黄瓜植株上 C, F 波时程相对较短有关系,这一点现在仍不好下结论。

作为研究植物抗性最重要的 E(pd) 波,测试的结果显示出在不同种类植物之间的 E(pd) 时程变化较大,且情况较为复杂(见图1)。Kimmins 和 Tjallingii 证实:在出现 E(pd) 波形时,在绝大多数的情况下下蚜虫口针的顶端位于韧皮部的筛管内,且口针吸取

了筛管内的汁液。故 E(pd) 波是反映蚜虫取食情况的关键参数。但 E(pd) 波按其时程长于或短于 8min 尚有两种情况,时程长于 8min,表示蚜虫取食了韧皮部筛管内的汁液,因为组织学实验证实:只有在这种情况下蚜虫口针顶端位于筛管内,且被切割下的蚜虫口针残干中可渗出汁液;而时程短于 8min 时,也有少数情况其口针还不到韧皮部,或者口针虽位于韧皮部,但被切割的口针残干往往不渗出汁液^[10,11]。因而 E(pd) 波延时短于 8min 时,就难以确切地判断口针的情况。

本实验结果显示,在大豆叶上有 25% 的大豆蚜, E(pd) 波时程长于 8min,另有 25% 的大豆蚜虽然也出现 E(pd) 波,但时程短于 8min;而在棉花叶上有 11.1% E(pd) 波长于 8min, 11.1% 短于 8min;在黄瓜叶上,有 11.1% E(pd) 波长于 8min,没有 E(pd) 波短于 8min 的记录;在丝瓜叶上,大豆蚜没出现 E(pd) 波形。对于丝瓜似乎可以这样理解:无论是其叶子内部结构,还是其内部化学成分均极不适于大豆蚜,使其口针既没到达韧皮部,也没有取食汁液。而在棉花和黄瓜上,大豆蚜也能产生 E(pd) 波,只是在时程上要比在大豆植株上短得多。似可看出,棉花和黄瓜的韧皮部是对大豆蚜产生抗性因子的主要的所在处。

G 波反映蚜虫口针在木质部吸食的情况。本结果表明,对寄主或非寄主植物,大豆蚜的 G 波时程没有显著变化。其它实验也是同一结论,同时指出, G 波时程随着蚜虫饥饿和脱水程度的增大而增长^[12]。本实验也观察到在天气炎热的中午或下午, G 波时程明显增长,只是还不具统计数据。

由上述实验结果可以看出, EPG 记录是能反映一些植物对蚜虫的抗性情况的。但到底是哪些种类化学物质起作用,尚需进行化学分析和其它试验。蚜虫的取食行为是一个复杂的活动,因而,这方面工作的深入还必须结合其它实验手段和仪器才能较完善地说明问题。

致谢 EPG 研究技术的引进得到钦俊德教授、刘孟英教授、钟香臣教授和荷兰专家 W.F. Tjallingii 博士的大力支持,谨致谢意。

参 考 文 献

- 1 张广学,钟铁森,中国经济昆虫志二十五册,同翅目,蚜虫类(一). 1983,北京:科学出版社.
- 2 杜永均,严福顺,韩心丽,等. 大豆蚜嗅觉在其选择寄主植物过程中的作用. 昆虫学报,1994,37(4),385—391.
- 3 严福顺. 蚜虫口针的刺探行迹和跟踪研究方法. 动物学杂志,1995,30(3): 40—44.
- 4 Tjallingii W F. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. Entomol. exp. appl. 1978, 24: 721—730.
- 5 Tjallingii W F. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. Entomol. exp. appl. 1985a, 38: 177—186.
- 6 Tjallingii W F. Membrane potentials as an indication for plant cell penetration by aphid stylets. Entomol. exp. appl. 1985b, 38: 187—193.
- 7 Montllor C B. Tjallingii W F. Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistant lettuce. Entomol. exp. appl. 1989, 52: 103—111.
- 8 Tjallingii W F. Electrical recording of stylet penetration activities. In: Minks A K, Harrewijn P. (Eds), Aphids, their biology, natural enemies and control. Amsterdam, Elsevier Sciences Publishers B. V. 1988, Volume B, 95—108.
- 9 Tjallingii W F. Continuous recording of stylet penetration activities by aphids. In: Campbell R K, Eikenbary R D (eds). Aphid-Plant Genotype Interactions. Amsterdam, Elsevier Sciences Publi-

- shers B. V., 1990, 89—99.
- 10 Kimmins F. A. Tjallingii W. F. Ultrastructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. *Entomol. exp. appl.* 1985, **39**: 135—141.
- 11 Spiller N. J. Tjallingii W. F. Llewellyn M. J. Xylem ingestion by aphids. In: Labeyrie V. Fabraes G. & Iachaise D (eds). *Insects-Plants: Proceedings of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationships* (Paw), Junk, Dordrecht: 1987, 411.
- 12 Tjallingii, W. F. Electronic recording of penetration behavior by aphids. *Entomol. exp. appl.* 1987, **24**: 521—530.

STYLET PENETRATION BEHAVIOUR OF SOYBEAN APHID, *APHIS GLYCINES*, ON HOST AND NON-HOST PLANTS

Han Xinli Yan Fushun

(*Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing 10080*)

Abstract The stylet penetration and suck behaviour of soybean aphid, *Aphis glycines* Mat., on host and non-host plants was monitored by using an electrically recording method (EPG). The results showed that phloem ingestion was reduced or did not happen on the non-host plants, *Gossypium hirsutum*, *Cucumis sativa* and *Luffa cylindrica*, when compared with that on the host plant, *Glycines max*. The non-host plants possess resistance against *A. glycines*. And with the difference of the non-host plants, the factors affecting ingestion and their position on the plant were different.

Key words *Aphis glycines*, piercing-sucking mouthparts, feeding behaviour, host plant selection, EPG technique